动 物 学 研 究 1994, 15 (增刊): 45—51 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

胭脂鱼仔幼鱼的咽齿发育及其系统学意义*

乐佩琦 何舜平

(中国科学院水生生物研究所 武汉 430072)

摘要 本文报道了胭脂鱼咽齿个体发育的研究结果。与鲤科鱼类咽齿的个体发育相比较，两者的早期发生相同，而以后随个体的生长发育，出现了不同的发育模式。在胭脂鱼咽齿发育过程中，常见有 4 列不同发育期的齿列并存的特殊形式。依据观察所见的性状分析，亚口鱼科** 比鲤科具有更多的祖征，表明其在系统发育上处于较原始的位置。

关键词 胭脂鱼，咽齿发育，系统学意义

世界现存亚口鱼科(Catostomidae)鱼类计 12 属 61 种(Nelson, 1984)，绝大多数种类分布于北美洲。胭脂鱼 *Myxocyprinus asiaticus* (Bleeker)为唯一生存于中国的种类，在鱼类系统分类和地理分布上占有特殊的地位，使之成为鲤亚目鱼类系统发育和动物地理学中具有重要科学意义的研究对象。

亚口鱼科鱼类的研究报道甚多，有关咽齿研究相对较少，主要有 Weisel(1960, 1967)、Eastman (1970)等，研究材料均采用北美的亚口鱼种类。Weisel 曾对亚口鱼属鱼类 *Catostomus catostomus* 和 *C. macrocheilus* 的咽齿个体发育进行深入研究，认为其咽齿是由第 5 对鳃弓的侧鳃耙演化而来的等等。中国的胭脂鱼咽齿研究，仅见在成体形态的阐述中提及(方炳文，1934；罗云林等，1979；伍献文等，1981)，未见有专门报道。鉴于本种是该科分布于中国唯一的种，且与占中国淡水鱼类大多数的鲤科咽齿发育模式显著不同，有必要开展研究。

1 材料与方法

1.1 材料来源

亲鱼材料取自长江(湖北宜昌)，就地催情繁殖。1993 年 3 月 30 日产卵，经室内孵化，于 4 月 9 日出膜，每日定时取样固定，至 5 月 10 日(计 32 天)，以后约 7—8 天一次。体长 10.0 mm—39.0 mm，共 37 组，每组 3—5 尾。另还固定体长 52 mm，78 mm，93 mm，102 mm 的幼体标本。

---

* 国家自然科学基金资助项目

** 亚口鱼科(Catostomidae)即通常惯用的胭脂鱼科，中国的胭脂鱼应属亚口鱼科

本文 1994 年 8 月 26 日收到，同年 10 月 31 日修回

1.2 方法

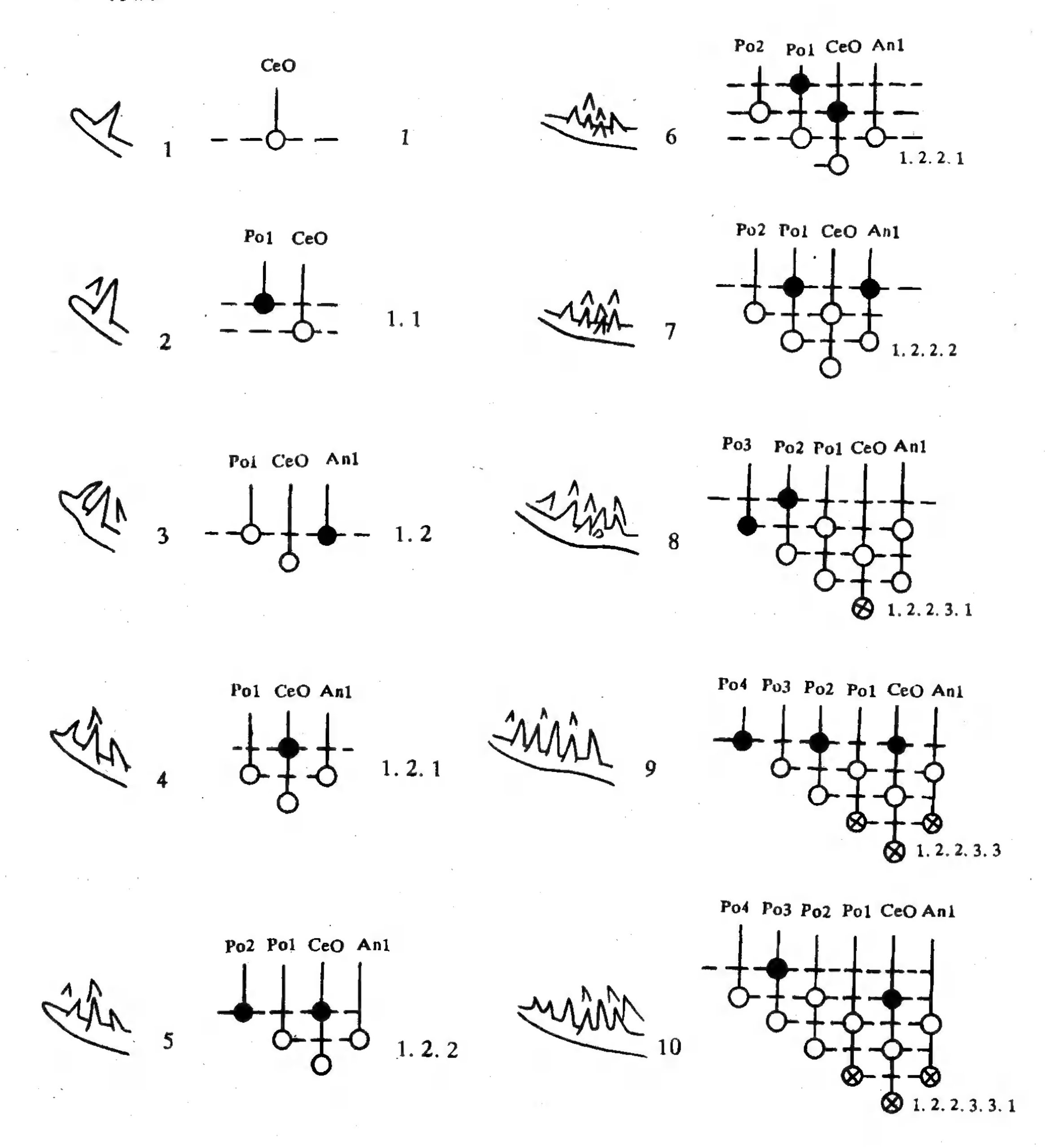


图1 仔鱼期咽齿发育置换序图解(一月龄)

Fig. 1 Diagram to show the developmental change of pharyngeal dentition during larval period (1 month age)

⊗ 表示咽齿已脱落(to show tooth shed) ● 咽齿尚未着生(tooth un-ankylosed)

1. 10.0 mm SL, 2. 11.0 mm SL, 3. 11.0 mm SL, 4. 13.5 mm SL, 5. 14.0 mm SL, 6. 13.0 mm SL, 7. 14.0 mm SL, 8. 16.0 mm SL, 9. 14.5 mm SL, 10. 16.5 mm SL

按常规 10%福尔马林固定，1%氢氧化钾清洁，后移至胰蛋白酶中消化，用茜素红 S 染色。解剖操作直接在高倍解剖镜下使用精细镊子和细解剖针将咽齿连同周缘组织取出，仔细剥离，然后保存在纯甘油中以备观察、描记和摄影。

2 观察结果

胭脂鱼下咽骨同鲤科，由第 5 对角鳃骨特化形成，咽齿发生及早期发育也与鲤科相同。最初从鳃弓组织中分离产生的齿胚为全透明，经染色，无染料沉积。稍长后，开始骨化，自齿胚的尖端开始，能染上色，外观为尖锥形，悬浮于结缔组织中，称悬浮齿或浮齿。齿胚通过透明纤维质的韧带与咽骨相接触，随生长发育，与咽骨连接处的骨化程度渐次加强，完成齿的着生过程。每枚新产生的齿，不论原生齿或是替换齿，其发生和着生的过程相同。

最早出现的为中心齿 CeO(central tooth)；向前长出前方齿群(anterior teeth)用 An 表示；向后生出后方齿群(posterior teeth)以 Po 表示。胭脂鱼的前方齿群只产生 1 枚齿，An1 便为前方最终齿位上的齿，后方齿群自 Po1—Po*n*，一直向后长至咽骨的末端。

一般孵出 3—4 日龄，可发现第 1 枚尖锥形的中心齿 CeO；5—6 日龄，长出第 2 枚齿 Po1；8—9 日龄，前方产生第 3 枚齿 An1，此均为初齿，以后出现于 CeO 齿位上的第 4 枚齿是第 1 枚中心齿的替换齿。自第 5 枚之后产生的齿均向后方增长，咽齿数目由腹面向背侧顺次增加，恰与鲤科鱼类咽齿增长的方向相反，详细的置换顺序见图 1。

第 1 列咽齿(第一交换波)仅长 1 枚齿，出现在 CeO 齿位；第 2 列咽齿(第二交换波)长 2 枚齿，分别着生于 An1、Po1 位置，以上两列 3 枚齿组成第一代。第 3 列 2 枚齿，位于 CeO、Po2；第 4 列 3 枚齿，各在 An1、Po1、Po3 齿位，此两列 5 枚齿组成第二代。第 5 列齿的着生位置为 CeO、Po2、Po4；第 6 列齿出现在 An1、Po1、Po3、Po5，两列 7 枚齿组成第三代。再以后各代齿均按发展规律顺次增长(图 3：2)。

咽齿置换早期，往往后一代齿位的浮齿在前一代齿尚未完全形成植入之前已经出现，而每当浮齿即将发育完全时，将被替代的一代齿的基部已被侵蚀。原生齿在完成替换前已分离脱落，替换齿在原生齿分离之前已与咽骨相接触，因此常形成暂时性的 2 排齿的并存，即指同齿位同时长有 2 枚齿。这种状态往往不规则，同一发育期中，在 2 排齿存在的同时，大部分的齿仅为 1 排。

从 19 mm SL 到 102 mm SL 各不同体长的个体(19 mm、23 mm、26 mm、39 mm、52 mm、78 mm、93 mm、102 mm)中观察到，咽齿数由前向后逐渐增加，并有上述不规则排列情况的出现。体长 19.0 mm 个体有 16 个齿位，从 An1、CeO、Po1 一直到 Po-14，其中 An1 至 Po5 每齿位呈一一相对的 2 齿并存，自 Po6 至 Po-14 每齿位 1 枚齿，2 列齿相间排列。体长 23.0 mm 个体为 21 个齿位，前 3 个齿位 1 枚齿，中间 2 个齿位 3 枚齿，后 16 个齿位 2 列齿呈前后排列。体长 26.0 mm 个体齿位 23，前 11 个齿位 1 枚齿，后 12 个齿位中 8 个是 2 列齿，前后排列，余为 1 枚齿，体长 39.0 mm 个体齿位 28，Po1 到 Po-14 2 列齿相间排列，An1、CeO、Po1、Po3……Po-13 为较老一列奇数交换波，而 Po2、Po4、Po6 为偶数列交换波的单枚齿，另 Po8、Po-10、Po-12 又是下一代的替换齿，在 52.0 mm、78.0 mm……或更大一些的个体中，齿数向背侧渐次增加，其置换同样不规则(图 2)。

本种咽齿的形态分化不明显，前端的齿较长，粗壮，稍呈侧扁，愈往后增加的齿愈细小，成单行排列的同形齿，齿数甚多，成体齿从几十枚到百枚以上，形似梳状。

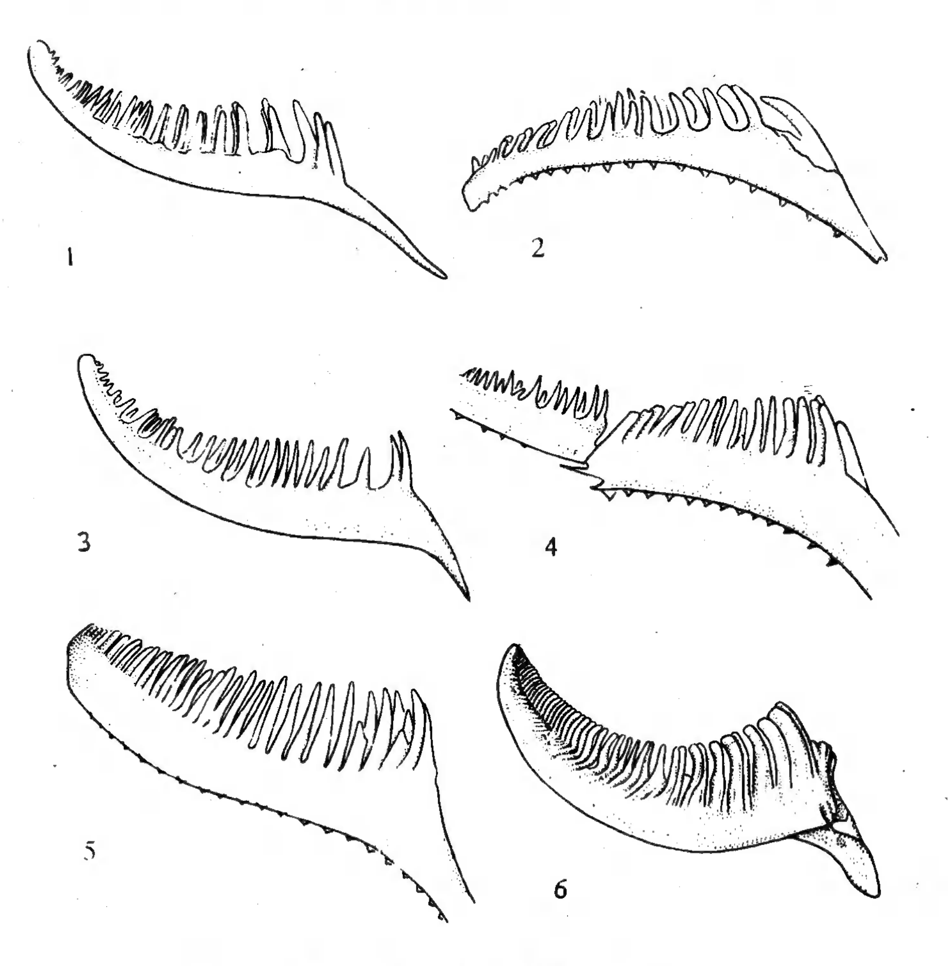


图 2 不同体长个体中咽齿的增长与置换序列

Fig. 2 Developmental change and increase of the pharyngeal dentition in different body length

1. 23.0 mm SL，2. 39.0 mm SL，3. 52.0 mm SL，4. 78.0 mm SL，5. 93.0 mm SL，6. 成体(adult)

发育中的咽齿齿列，相间排列的齿为同列齿，即同一交换波，相邻的齿为不同齿列，即另一交换波，每 2 列齿组成一代，包括奇数的 1 列和偶数的 1 列。整个发育过程始终只存在 1 排固着齿，以 n 代表，n 之前有与其相间位产生的 $n-1$ 列，当 n 列固着时，$n-1$ 列正处于衰老、脱落和吸收、消失的过程中，n 列之间产生相间排列的替换齿 $n+1$ 列，替换正在吸收消失的 $n-1$ 列，其后部保留着部分未被完全替换掉的齿，在 $n+1$ 列间又新出现 $n+2$ 列齿，将为 n 列的替换齿。$n-1$ 和 n 为一代，$n+1$ 和 $n+2$ 为另一代，如此相间交替替换的动态结构，在个体发生中将持续相当长的时间，以致可能维持终生。

3 小结与讨论

3.1 亚口鱼科和鲤科鱼类咽齿个体发育的模式属于不同类型，虽在初期时置换的顺序相

同，而从交替产生第 5 枚齿之后，便各自按照自身的交换规律进行置换，两者咽齿齿序产生的方向相反(图 3)。

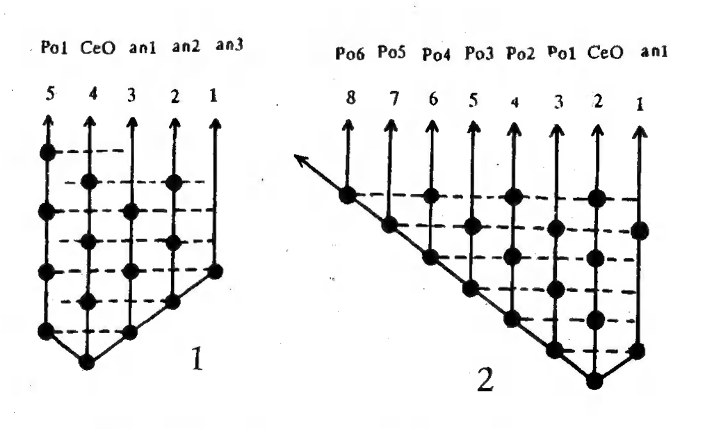


图 3　咽齿出现型图示　(依中岛，1987)

Fig. 3　Diagram to show the pattern of appearance of the pharyngeal teeth (Nakajima, 1987)

1. 鲤科(A 型)，2. 鳅科和胭脂鱼科

1. cyprinids (the A-type), 2. cobitids and catostomids Nakajima 1987

亚口鱼科的咽齿在中心齿出现后，前方齿群上只产生 1 个齿位 An1，其余均集中于后方的 Po 齿位上，向咽骨的外侧(背面)生长，齿数随个体生长渐次增加，自 Po1—Po*n*，呈无限增长趋势，成体中可由 16 到 100 余枚。产于北美的亚口鱼属(*Catostomus*)中 2 种鱼，单个咽齿的形态与中国的胭脂鱼稍具差异(Weisel, 1967)，而个体发育过程属于同一模式。

鲤科咽齿产生中心齿后，相反后方齿群只出现 1 个齿位 Po1，其余齿集中生长在前方 An 齿位上，向咽骨的内侧(腹面)生长，齿数从 An1—An*n*，呈相对稳定的收敛趋势，*n* 数最大不超过 7。

3.2　科间咽齿形态的比较，发育早期的咽骨均呈长条形，胭脂鱼的咽骨从初期发展到成体并无显著的形态变化，仅从直条稍微变形，形成略弯曲的长弓形咽骨，咽齿着生面并未加宽，在狭长的咽骨面上顺次着生一列排列整齐、形态单一的同形齿。

鲤科的咽骨自初齿和早期发育的齿植入后，逐渐发展变形，成为中间宽两端细窄的、呈深弓形弯曲的宽短型咽骨，着生面加宽，能同时着生多行咽齿。咽齿的发育，早期齿为尖锥形的同形齿，随个体发育各种鱼类的咽齿才各自向着自身特定的形态发展，形成发达的多样型的异形齿。

3.3　胭脂鱼咽骨上只着生一排功能齿，标记为 *n*，其前后相间交替产生不同发育期的齿列，经常能同时出现 4 列并存，正在衰退消失的 *n*−1 和着生齿 *n* 为一代，与 *n* 列相间位排列正在成长而尚未植入的浮齿 *n*+1 和刚产生出尖形的浮齿 *n*+2 为下一代。在同一发育期中，既有 2 列齿并存，又与 1 列齿同时存在，被视为正常置换过程中的特殊状态，未见于其他鱼类。故 Nakajima(1987)认为胭脂鱼仔幼鱼的齿系是从原始类型中特化形成的一种类型。

3.4　鱼类咽齿的形态往往与食性相关，甚至可被认为其形态不仅包含演化意义，更主要的还具适应意义。本研究设计之初，也已充分注意到形态功能间适应关系的问题，经仔细观察，基本排除趋同适应成分的存在。理由一，胭脂鱼摄底栖无脊椎动物为食，具一定的普遍性。淡水鱼类中，同属类似食性的种类甚众，然而未见具与胭脂鱼咽齿相似形态的种类；其二，包括本种在内的亚口鱼科不同属种的鱼类，食性有所不同，但迄今所知各种鱼类咽齿的形态均属于该科固有特殊的同一种类型。

长期以来，对于亚口鱼科分类的系统位置具有争议，Regan(1911)、Jordan(1923)、Berg(1940)、Nichols(1943)和Golvan(1962)等人，均将其放置于鲤科之前，而与之相反的Nikolsky (1954)、Greenwood 等(1966)、Rass 等(1971)和 Gosline(1971)，都主张排在鲤科之后。按动物类目编排顺序，一般在前的为原始，即进化途径上的近祖；在后的为进步，演化进程中离祖较远。对于宗系演化关系上的看法，有认为亚口鱼科由鲤科传衍而来(Eaton，1935)，也有推测胭脂鱼是鲤类的祖先(Nichols，1943)，嗣后，罗云林等(1979)和伍献文等(1981)均先后研究并证实亚口鱼科在鲤亚目中较原始的地位。

鱼类咽齿个体发育一定程度上能作为系统发育分析的佐证。本文的观察结果不难发现胭脂鱼咽齿发生中展现的原始性。其咽齿整体形状近似前4对鳃弧；咽骨上的着生齿基本保持原鳃耙的形态，即自类似鲤亚目祖先型的尖锥齿，发育过程中未见进一步分化；又齿数增加随个体发育呈无限增长趋势等等，均表明胭脂鱼比鲤科鱼类具更多的近祖征状。综合分析以上表征所反映的系统关系，展示了胭脂鱼在鲤亚目系统分类中所处的位置低于鲤科。

致谢 本题研究材料为本所鱼类学研究室生态组提供；插图由蔡鸣俊同志复墨，一并致谢。

参 考 文 献

伍献文等，1981. 鲤亚目鱼类分科的系统和科间系统发育的相互关系. 中国科学，(3)：369—375.

罗云林，伍献文，1979. 中国胭脂鱼的骨骼形态和胭脂鱼科的分类位置. 动物分类学报，4(3)：195—203.

Eastman J T，1970. The pharyngeal bones and teeth of Minnesota cyprinid and catostomid fishes: functional morphology, variation and taxonomic singnificance. *Unpubl. Dissrert.*, University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota.

Eaton T H Jr，1935. Evolution of the upper jaw mechanism in teleost fishes. *J. Morph.*, **58**(1): 157-169.

Fang P W，1934. Notes on *Myxocyprinus asiaticus* (Bleeker) in Chinese freshwater. *Sinensia*, **4**: 329-337.

Nakajima T，1984. Larval vs. adult pharyngeal dentition in some Japanese cyprinid fishes. *J. Dent. Res.*, **63**: 1140-1146.

Nakajima T，1987. Development of pharyngeal dentition in the cobitid fishes, *Misgurnus anguilicaudatus* and *Cobitis biwas* with a consideration of evolution of Cypriniform dentitions. *Copeia*, (1): 208-213.

Nelson J S，1984. Fishes of the world (2nd Edition). New York: A Wiley Interscience Publication. 127-130.

Weisel G F，1960. The osteoeranium of the catostomid fish, *Catostomus macrocheilus*. A study in adaptation and natural relationship. *J. Morph.*, **106**(1): 109-129.

Weisel G F，1967. The pharyngeal teeth of larval and juvenile sucker (*Catostomus*). *Copeia*, (1): 50-54.

DEVELOPMENT OF THE LARVAL AND JUVENILE PHARYNGEAL DENTITION IN *Myxocyprinus asiaticus* AND ITS SYSTEMATIC SIGNIFICANCE

Yue Peiqi　He Shunping

(*Institute of Hydrobiology, the Chinese Academy of Sciences, Wuhan* 430072)

Abstract

Most species of the family Catostomidae are distributed in North America and so far only one species *Myxocyprinus asiaticus* has been reported in China. There is a necessity of studying the development of pharyngeal dentition of larval and juvenile in *M. asiaticus* as a research of the special subject.

At the earliest stage of pharyngeal dentition in larval, catostomids and cyprinids are similar both in their external features and arrangments. Thereafter, they develop into two different ontogenetic types.

In catostomids, it is more special that four rows of teeth coexist simultaneously, but among them only one row of functional teeth in the process of development is ankylosed at the pharyngeal bone. Mary plesiomorphies it has, such as the shape of whole pharyngeal teeth is similar to the ceratobranchials of the four front gill arches and the ankylosed teeth preserve the original form of gill rakers etc. It is concluded, that the catostomids is more primitive in phylogeny of suborder Cyprinoidei.

Key words *Myxocyprinus asiaticus*, Development of pharyngeal dentition, Systematic significance